DOI:10.11931/guihaia.gxzw201805011

铜胁迫对甘蔗生长及抗氧化酶活性的影响

曾巧英，凌秋平，杨湛端，刘睿，吴嘉云，齐永文*

（广东省甘蔗改良与生物炼制重点实验室，广东省甘蔗改良工程中心，广东省生物工程研究所

（广州甘蔗糖业研究所），广州 510316）

摘要：甘蔗是重要的糖能兼用植物，同时也是潜在的重金属土壤修复植物。为了探明甘蔗对铜胁迫的生理响应，该文采用营养液培养的方法研究了铜胁迫对甘蔗生长、叶片相对电导率、叶绿素含量及根系抗氧化酶活性等的影响。结果显示：甘蔗地上部分生物、叶绿素含量随铜浓度增加而下降，地上部分铜含量和叶片的相对电导率则随铜浓度增加而提高。根系的丙二醛（MDA）含量在胁迫 24 h 开始发生显著的变化，在 400 μmol·L^{-1} 铜处理下比对照显著增加了 25.5%，随着胁迫时间的延长，丙二醛含量增加幅度上升。到胁迫 72 h，100μmol·L^{-1} 铜处理的 MDA 含量也显著的提高。根系 SOD、POD 和 CAT 酶活性在胁迫 24 h 开始发生显著的变化，但不同酶活性变化存在差异。SOD 酶活性除了在胁迫的 72 h 随铜浓度增加而提高，其他时间表现为在 100μmol·L^{-1} 铜处理下活性下降，随着铜浓度继续增加 SOD 酶活性提高，到 400 μmol·L^{-1} 铜处理 SOD 酶活性又出现下降。POD 酶活性在处理的 24、48 和 72 h 表现为随浓度增加先提高后下降的趋势，但在处理 7 d 时随铜浓度增加而提高。CAT 酶活性随着浓度的升高和胁迫时间的延长而下降，到了胁迫的第 7 d，三个铜处理下 CAT 酶活性分别下降了 89.98%、96.88%和 98.50%。由此可见，铜胁迫严重影响甘蔗的生长，较短时间的处理就已经引起了甘蔗根系的氧化胁迫，根系中 SOD、POD 和 CAT 酶活性的变化在甘蔗对抗铜引起的氧化胁迫中起重要作用。

关键词：甘蔗，铜处理，相对电导率，叶绿素，氧化胁迫

Effects of copper stress on growth and antioxidant enzymes in sugarcane

ZENG Qiaoying, LING Qiuping, YANG Zhanduan, LIU Rui，WU Jiayun, QI Yongwen

(Guangdong Key Lab of Sugarcane Improvement and Biorefinery, Guangdong Provincial Bioengineering Institute (Guangzhou Sugarcane Industry Research Institute), Guangzhou 510316, China)

Abstract: Sugarcane is the most important sugar and energy crop. It is also the potential plant for remediation of high metal-polluted soil. To evaluate the physiological response of sugarcane to copper (Cu) stress, the weight of sugarcane, content of chlorophyll, relative electrical conductivity in leaves and activities of antioxidant enzymes in roots were examined by hydroponics. The results revealed that the growth of sugarcane inhibited by Cu stress. The weight of shoot and content of chlorophyll decreased with the increase of Cu content in nutrient solution, while the

---

基金项目：国家甘蔗产业技术体系（CARS-20-1-4）；广东省科技计划项目（2017B030314123，2017A030303048，2014B070705002，2014A040401033，2015A020209026，2016A030313415）；广东省科学院实施创新驱动发展能力建设专项（2017GDASCX-0105）[Supported by National Agricultural Research System (CARS-20-1-4); Science and Technology Planting Program of Guangdong Province, China (2017B030314123; 2017A030303048; 2014B070705002; 2014A040401033; 2015A020209026; 2016A030313415); Special Fund of Guangdong Academy of Sciences (2017GDASCX-0105)]。

作者简介：曾巧英（1973-03-05），女，博士，高级农艺师，研究方向为主要从事甘蔗耐重金属胁迫，（E-mail）zengqiaoying123@163.com。

*通讯作者：齐永文，博士，研究员，研究方向：主要从事甘蔗遗传育种，（E-mail）yongwen2001@163.com。

copper content in shoot and relative electrical conductivity in leaves increased in response to copper stress. The malonaldehyde (MDA) content was increased significantly by 25.5% under 400 μmol·L^{-1} treatment at 24 h when compared with the control, and then the rate increase raised with the prolonging of treatment time. The MDA content increased notably after 72 h under 100μmol·L^{-1} Cu treatment. The activity of SOD, POD and CAT changed significantly after 24 h treatment, but notable differences were found among different enzymes. The activity of SOD firstly dropped under 100 μmol·L^{-1} treatment, and then increased with the increase of Cu content in solution under 200 μmol·L^{-1} treatment, following with decrease of enzyme activity under 400 μmol·L^{-1} treatment at 24 h, 48 h and 7 d. However, the activities of SOD increased with the increase of Cu content in solution at 72 h. The activity of POD increased with the increase of Cu content in solution, following with decline of enzyme activity under high content of Cu treatment at 24 h, 48 h and 7 h except at 72 d. The activity of CAT decreased significantly with the increase of Cu content in solution and with the prolonging of stress time. The activities of CAT declined by 89.98%, 96.88% and 98.50% under three Cu treatments, respectively at 7 d. Thus, the growth of sugarcane was greatly inhibited by copper stress and the change of SOD, POD and CAT activity might play important role in alleviating oxidative stress caused by Cu stress.

Key words: sugarcane, copper treatment, relative electrical conductivity, chlorophyll, oxidative stress

随着采矿业、工业的废水等的排放、含重金属农药化肥的大量使用，土壤重金属污染日趋严重，其中铜是主要土壤污染物之一（金勇等，2012）。铜在植物体内参与许多生理代谢过程，是植物必需的重要元素之一。但是植物体内积累的铜超过一定限度，会对植物造成毒害，影响植物的叶绿素合成、光合作用、细胞膜透性、营养元素的吸收转运等，最终导致植物生长的抑制（胡筑兵等，2006；赵雪芹等，2012；丁佳红等，2013）。现有的研究显示，过量的铜进入细胞后，能直接或者间接影响植物体内活性氧（ROS）的平衡，导致膜质过氧化反应，损伤与破坏植物细胞膜（Ravet & Pilon，2013）。铜胁迫下，植物体内膜脂过氧化的产物丙二醛（MDA）含量显著升高（王晓维等，2014； 赵庆芳等，2017）。植物体内的抗氧化酶，如超氧化物歧化酶（SOD）、过氧化物酶（POD）和过氧化氢酶（CAT）等在清除活性氧，保护植物免受氧化损伤中着重要作用（Bhaduri & Fulekar，2012）。对玉米的研究显示，玉米叶和根中的SOD、POD、CAT活性均随着Cu^{2+}浓度的增加而提高，仅CAT活性在Cu^{2+}浓度达到600 mg·kg^{-1}时有所下降（王晓维等，2016）。但是铜胁迫下不同作物抗氧化酶活性变化存在差异。烟草叶片中的SOD、POD和CAT三种抗氧化酶的活性均先上升后下降（葛淑芳等，2014），而在小麦种Cu胁迫下超氧化物歧化酶（SOD）活性呈升高的趋势，而过氧化物酶（POD）活性呈先升高后下降的趋势（赵庆芳等，2017）。

在重金属污染土壤的治理中，植物修复以其简单、经济且环境友好等特点成为最具潜力的土壤重金属修复的方式。甘蔗是重要的能源植物，具有高生物量、抗逆性强等特点。Sereno等（2007）的研究显示，在水培条件下浓度超过250 μmol·L^{-1}的Cu^{2+}对甘蔗生长有明显有抑制作用。在盆栽条件下，甘蔗各部位铜浓度随外源添加铜量的增加而增加，少量添加铜（50 mg·kg^{-1}）会使甘蔗明显增产，但是过量的铜对甘蔗的生长和生物量的影响也不明显，表现出对Cu污染有较高的耐性（郭家文等，2010）。由此可见甘蔗有潜力成为土壤铜污染修复的重要植物。但是对甘蔗铜胁迫下的生理响应，特别是抗氧化酶系统对重金属铜的响应研究较少。因此本文以优异的甘蔗品种为材料，在水培条件下分析铜胁迫对甘蔗叶片膜透性及根系抗氧化酶活性的影响，以期为进一步探讨铜污染下甘蔗的耐性机制提供一定的理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

本研究选取大面积推广的甘蔗栽培品种 ROC22 为材料，试验材料采自广东省生物工程研究所（广州甘蔗糖业研究所）的资源保育圃。

1.2 试验方法

选取生长一致的甘蔗种茎，将种茎砍成单芽，用 5%的多菌灵浸泡 30 min。然后将种茎置于装有石英石的育苗盘中，在玻璃温室中育苗。待幼苗长出四片叶片时，选取生长一致的幼苗移入 10 L 的塑料盆中进行与培养，每盆加入 10 L 的营养液，营养液采用改良的 Magnavaca 营养液（Famoso et al，2010），营养液含 1.5 mmol·L^{-1} NH_4NO_3，1 mmol·L^{-1} KCl，1 mmol·L^{-1} $CaCl_2$，0.5 mmol·L^{-1} Mg（NO_3）$_2$，0.155 mmol·L^{-1} $MgCl_2$，0.045 mmol·L^{-1} KH_2PO_4，1.643 mmol·L^{-1} $MgSO_4$，11.8 μmol·L^{-1} $MnCl_2$，0.61 μmol·L^{-1} （NH_4）$_6Mo_7O_{24}$，33 μmol·L^{-1} H_3BO_3，3.06 μmol·L^{-1} $ZnSO_4$，0.8 μmol·L^{-1} $CuSO_4$ 和 0.077 mmol·L^{-1} $FeSO_4$。待幼苗上的苗根长出，去除种茎，再继续培养一周，使得根系生长状况良好，进行铜处理。铜处理的浓度设置为 0、100、200、400 μmol·L^{-1} 的 $CuSO_4$，pH6.0，设 4 次重复，在处理的在处理的 24 h、48 h、72 h 和 7 d 取根系样品测定抗氧化酶活性和丙二醛含量，并在处理 7 d 天取样测定叶片相对电导率，叶绿素含量，地上部分收获后，70 ℃烘干称取干重。

1.3 测定指标与方法

铜含量的测定：烘干的植株样品用植物粉碎机粉碎并过 20 目筛子，称取 1 g 的样品，采用 HNO_3-$HClO_4$(4:1)消解，消解后样品定容到 50 ml，采用原子吸收分光光度计(AA-7000，岛津，日本）测定样品中的铜含量。

叶绿素含量测定采用乙醇提取比色法（陈建勋&王晓峰，2006）；相对电导率测定参照汤章城(1999)的方法进行；根系丙二醛含量测定采用用硫代巴比妥酸比色法(汤章城，1999)。

抗氧化酶活性测定：每个处理取 5 条完整的根混合测根系的抗氧化酶 SOD、POD 和 CAT 的活性，设三次重复。抗氧化酶的提取及活性测定方法参照 Li 等（2013）的方法，并做修改。抗氧化酶提取液为 50 mmol·L^{-1} Tris-HCl 缓冲液（pH 7.0，内含 1 mmol·L^{-1} EDTA，1 mmol·L^{-1} ASA，1 mmol·L^{-1} DTT，1 mmol·L^{-1} GSH，5 mmol·L^{-1} $MgCl_2$ 和 20%甘油），样品用液氮研磨后，准确称取约 0.2 g 样品，加入 2 ml 的提取液，在 4 ℃下 12000 rpm 离心 30 min，取上清液分装，用液氮冷冻后保存在-80 ℃，用于酶活性的测定。所有酶活性测定均采用紫外可见分光光度计（UV-1800，上海菁华，中国））测定。各酶活性均取 50 μL 的粗酶液进行酶活性的测定。SOD 酶活性利用 SOD 对氮蓝四唑（NBT）的光抑制作用来测定，一个单位的 SOD 酶活定义为 50%抑制 NBT 减少需要的酶量来表示；POD 酶活性测定 3 min 的 OD470 变化，酶活性以单位时间 OD470 的减少量来表示；CAT 酶活性测定 3 min 的 OD240 的减少量，酶活性以单位时间 OD240 的减少量来表示。所有酶活性最终都换算成单位鲜重的酶活性。

1.4 统计方法

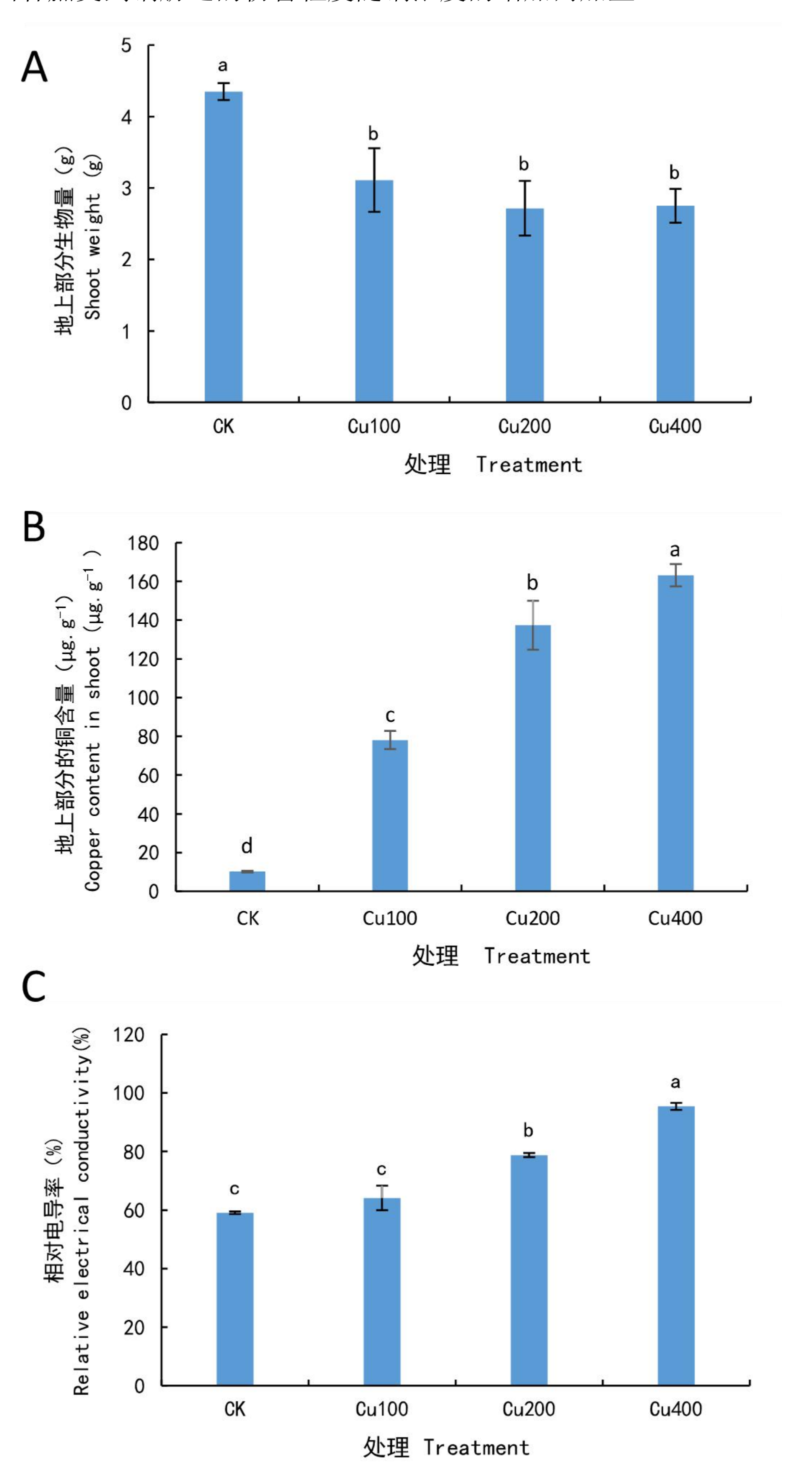
所有数据的处理、方差分析及图表的制作采用 Excel2010 和 DPS7.05 软件进行，多重比较采用 LSD 方进行。

2 结果与分析

2.1 铜胁迫对甘蔗生物量和叶片相对电导率的影响

铜胁迫 7 d 后，在铜浓度为 100 μmol·L^{-1} 的时候地上部分的生物量已经比对照显著下降了 28.05%，而且随着浓度增加，浓度增加 400 μmol·L^{-1} 时生物量下降了 37.67%，但与在 200 μmol·L^{-1} 时没有显著差异，由此可见，铜胁迫严重影响到甘蔗生长，超过 200 μmol·L^{-1} 甘蔗生长基本上停止（图 1A）。铜胁迫下，地上部分的铜浓度显著增加，并且随着浓度的增加，铜浓度升高。到 400 μmol·L^{-1} 铜处理，甘蔗地上部分的铜浓度是对照的 15.93 倍（图 1B）。低浓度铜胁迫（100 μmol·L^{-1}）叶片的相对电导率仅升高了 8.49%，但与对照并没有显著差

异（图 1C）。随着铜胁迫浓度增加到 200 μmol·L-1，叶片的相对电导率比对照提高了 33.29%，显著高于对照。铜浓度增加到 400 μmol·L-1 时，相对电导率继续升高，比对照增加了 61.51%，表现出甘蔗受到铜胁迫的伤害程度随铜浓度的增加而加重。



注：误差线表示的是标准误（*n*=4）；不同字母表示不同浓度铜处理间差异显著（*P*<0.05）。

Note：Error bars represent SE (*n*=4); different letters represent significant differences among different Cu treatments (*P*<0.05).

图 1 不同浓度铜处理对甘蔗生物量、铜含量和叶片相对电导率的影响

Fig.1 Effects of Cu stress on shoot weight, copper content and relative electrical

conductivity of sugarcane leaves

2.2 铜胁迫对甘蔗叶片叶绿素含量的影响

铜胁迫下甘蔗叶片的叶绿素 a，叶绿素 b 和总叶绿素的含量下降，且随着铜浓度增加下降幅度也增加。到铜浓度为 200 μmol·L^{-1} 时叶绿素 a、叶绿素 b 和总叶绿素含量最低，分别比对照减少了 66.12%、75.98%和 69.42%。但是随着胁迫浓度的进一步增加。到 400 μmol·L^{-1} 时，叶绿素 a、叶绿素 b 和总叶绿素含量又有所回升，比 200 μmol·L^{-1} 时增加了 47.85%、130.79%和 69.65%，但仍然显著低于对照。

表 1 铜胁迫对甘蔗叶片叶绿素含量的影响

Table 1 Effects of Cu stress on content of chlorophyll in sugarcane

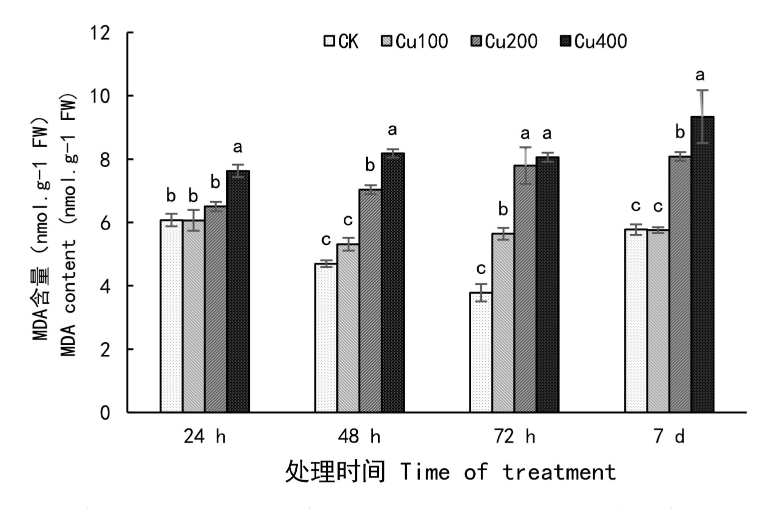
处理 Treatment	叶绿素 a 含量（mg·g^{-1} FW） Content of Chlorophyll a（mg·g^{-1} FW）	叶绿素 b 含量（mg·g^{-1} FW） Content of Chlorophyll b（mg·g^{-1} FW）	叶绿素 a+b 含量（mg·g^{-1} FW） Content of Chlorophyll a+b（mg·g^{-1} FW）
CK	1.117nt of C a	0.562nt of C a	1.679nt of C a
Cu100	0.777nt of C b	0.282nt of C b	1.059nt of C b
Cu200	0.378nt of C d	0.135nt of C c	0.513nt of C c
Cu400	0.560nt of C c	0.311nt of C b	0.871nt of C b

注：表中数据为平均值±标准误（*n*=4）；同一列中不同小写字母表示不同处理间分析差异显著（*P*<0.05）

Note：All data are presented as the mean ± SE (*n*=4). Values with different letters represent significant differences among different treatments (*P*<0.05).

2.3 铜胁迫下甘蔗根系 MDA 含量变化

铜胁迫 24 h 对根系的 MDA 含量影响较小，仅 400 μmol·L^{-1} 铜处理下 MDA 含量显著上升，比对照升高了 25.5%，其他浓度下根系的 MDA 含量与对照没有显著差异（图 2）。随着处理时间的延长，到铜胁迫的 48 h，低浓度铜胁迫（100 μmol·L^{-1}）下 MDA 含量增加了 13.31%，但是与对照没有显著差异，到 200 μmol·L^{-1} 的处理 MDA 含量显著上升，而且随在浓度的增加 MDA 含量升高。到胁迫的 72 h，低浓度铜胁迫（100 μmol·L^{-1}）的 MDA 含量也显著上升，两个高浓度铜胁迫间的 MDA 含量不存在差异。到胁迫的第 7 d，低浓度铜胁迫（100 μmol·L^{-1}）下，根系生长得到一定程度的恢复，其 MDA 含量与对照没有显著差异，其他两个浓度下 MDA 含量随浓度的增加而增加。



注：误差线表示的是标准误（*n*=4），不同字母表示不同铜处理间 MDA 含量差异显著(*P*<0.05)。

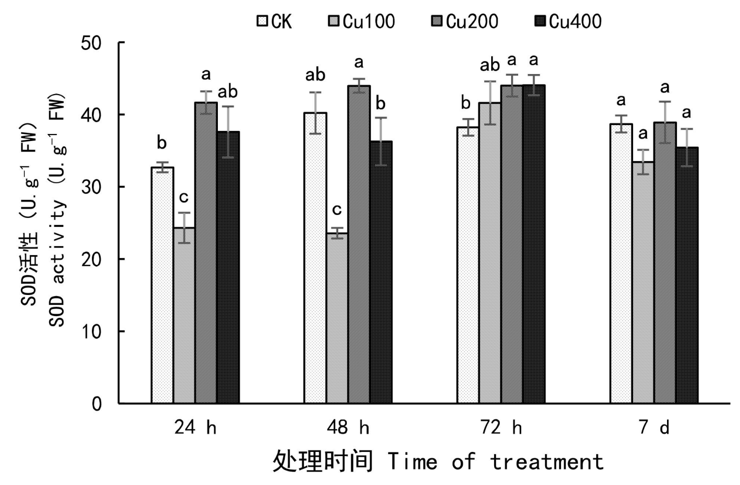
Note: Error bars represent SE (*n*=4); different letters represent significant differences among different Cu treatments (*P*<0.05).

图 2 铜胁迫下根系 MDA 含量的变化

Fig. 2 MDA content in sugarcane roots under Cu treatments

2.4 铜胁迫对甘蔗根系 SOD 酶活性的影响

植物体内抗化氧化酶系统在植物对抗氧化胁迫中起重要的作用。甘蔗根系的 SOD 酶活性在 24 h 开始发生变化，在 100 μmol·L^{-1} 处理下 SOD 酶活性显著下降，但是随着铜浓度的增加到 200 μmol·L^{-1} 时，SOD 酶活性升高且显著高于对照，铜浓度增加到 400 μmol·L^{-1} 时，SOD 酶活性又出现了一定程度的下降，与对照没有差异（图 3）。胁迫 48 h 时 SOD 酶活性活性的变化与 24 h 类似。胁迫 72 h，SOD 酶活性随着铜增浓度的加而增加，高浓度处理下的 SOD 酶活性显著高于对照。胁迫 7 d，SOD 酶活性变化与 24 h 类似，但各处理间的 SOD 酶活性没有显著的差异。



注：误差线表示的是标准误（n=4），不同字母表示不同铜处理间 SOD 活性差异显著(P<0.05)。

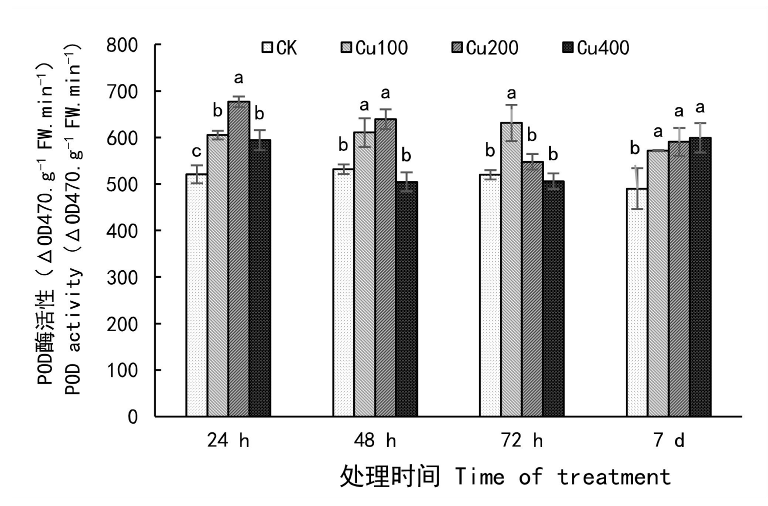
Note: Error bars represent SE (n=4); different letters represent significant differences among different Cu treatments (P<0.05).

图 3 铜胁迫下根系 SOD 酶活性的变化

Fig.3 SOD activity in sugarcane roots under Cu treatments

2.5 铜胁迫对甘蔗根系 POD 酶活性的影响

在铜胁迫 24 h，POD 酶活性显著上升，在铜浓度为 200 μmol·L^{-1} 时 POD 酶活性达到最高，比对照提高了 30.06%，但是随着铜浓度的继续升高，POD 酶活性出现下降，仍然比对照显著提高 14.14%(图 4)。铜胁迫 48 h，POD 酶活性变化与 24 h 相似，但是在 100 μmol·L^{-1} 和 200 μmol·L^{-1} 两个处理间不存在显著的差异，而在高浓度（400 μmol·L^{-1}）下 POD 酶活性比对照下降了 5.14%，与对照没有显著差异。在胁迫的 72 h，在 100 μmol·L^{-1} 处理下 POD 酶活性达到最高，显著高于对照，其他两个铜处理与对照没有显著差异。在铜处理的 7 d，根系的 POD 酶活性随浓度增加而提高，但三个铜处理间酶活性并不存在显著的差异。



注：误差线表示的是标准误（*n*=4），不同字母表示不同铜处理间 SOD 活性差异显著(P<0.05)。

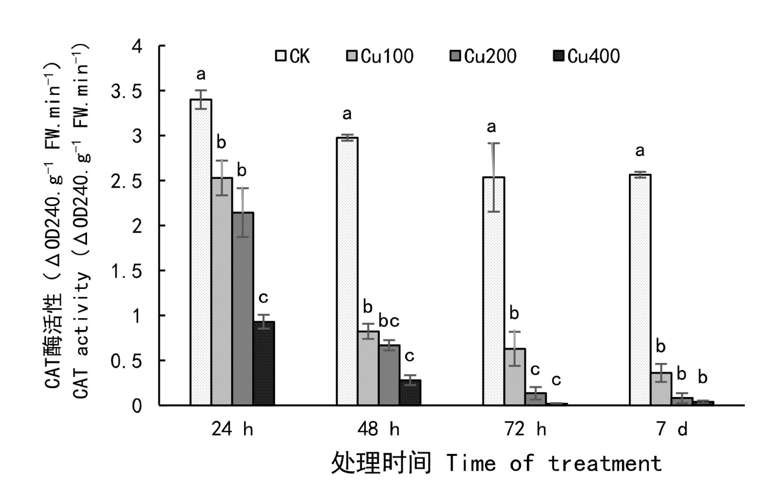
Note: The error bars represent SE (*n*=4); different letters represent significant differences among different Cu treatments.

图 4 铜胁迫下根系 POD 酶活性的变化

Fig. 4 POD activity in sugarcane roots under Cu treatments

2.6 铜胁迫对甘蔗根系 CAT 酶活性的影响

甘蔗根系 CAT 酶活性在处理的 4 个时间点均表现出随着铜浓度的升高，CAT 酶活性显著降低，而且随着处理时间的延长，CAT 酶活性下降的幅度增加（图 5）。处理的 24 h，CAT 酶活性在三个铜浓度下分别下降了 25.66%、36.97%和 72.68%，高浓度铜胁迫（400 μmol·L^{-1}）与另外两个处理间存在显著差异。到了胁迫的第 7 d，三个铜处理下 CAT 酶活性分别下降了 89.98%、96.88%和 98.50%，且三个铜处理间没有显著的差异。由此可见，甘蔗中 CAT 酶活性对铜胁迫非常敏感，过量的铜积累显著的抑制根系中 CAT 酶活性，并且这种抑制随着胁迫时间而增强。



注：误差线表示的是标准误（*n*=4），不同字母表示不同铜处理间 CAT 活性差异显著(P<0.05)。

Note: The error bars represent SE (*n*=4); different letters represent significant differences among different Cu treatments (P<0.05).

图 5 铜胁迫下根系 CAT 酶活性的变化

Fig. 5 CAT activity in sugarcane roots under Cu treatments

3 讨论

铜作为植物必需元素之一，一定量的铜对植物生长具有促进作用，过量的铜就会植物生长产生抑制作用。本研究同样显示，铜胁迫显著抑制的甘蔗的生长。但与Sereno 等（2007）和郭家文等（2010）的结果有所不同，本研究中，在铜浓度100 μmol·L^{-1}时就已经对甘蔗生长造成了抑制，生物量显著下降，植株地上部分铜含量显著升高，尽管叶片的相对电导率并没有表现出明显的下降，但是叶片的叶绿素含量已经表现出明显的下降。过量的铜存在的情况下，会造成叶绿体酶活性比例失调，叶绿素快速分解，同时影响叶绿素合成途径酶活性，抑制植物叶绿素的合成，使得叶绿素含量降低（Lou et al，2004；王穗子等，2015）。在对玉米、小麦等作物的研究中也同样显示铜胁迫下叶片叶绿素含量的下降（胡筑兵等，2006；彭向永&宋敏，2011）。甘蔗生长对不同浓度铜响应与前人结果不一致的原因可能是由于甘蔗品种的差异或者胁迫处理方式的不同造成。另外，本研究中显示，在高浓度铜的情况下，叶绿素有所上升了这可能是由于高浓度铜胁迫对根系生长造成伤害导致地上部分无法获得水分，叶片快速失水的萎蔫，叶片的快速萎蔫一方面使得叶片中分解叶绿素酶活性也下降，另一方面也使得其实际取的样品量要高于其他处理。

植物细胞原生质膜在维持胞内外离子平衡和物质的主动运输中起着重要作用，铜胁迫条件下，随着浓度的增加植物细胞膜透性也增加，因此被认为是评价植物对铜胁迫的方法之一（刘鹏等，2009）。本研究结中，铜胁迫下甘蔗叶片的相对电导率随着铜浓度的增加而增加。虽然本研究仅测定了甘蔗胁迫后7 d的叶片的相对电导率，但是在高浓度铜胁迫下，24 h开始已经出现了轻度的萎蔫，说明铜早期已经开始对甘蔗造成毒害。根系是植物吸收养分和水分的器官，过量的铜进入植物体首先是对根系造成伤害，影响到植物根系对养分和水分等的吸收（刘鹏等，2009）。本研究的根系丙二醛含量在高浓度铜胁迫24 h后就开始显著上升，说明根系在胁迫早期已经开始受到铜胁迫伤害。随着根系细胞的膜脂过氧化程度加深，影响甘蔗根系的正常生理代谢，包括根系对水分的吸收，造成植物地上部分失水，最终表现为叶片的相对电导率升高。

植物体内的抗氧化酶通常协同参与植物体内活性氧的清除。一般情况下首先由SOD酶将活性更强的超氧化离子（$O_2^{\cdot-}$）歧化为活性更弱的H_2O_2，随后H_2O_2被APX、POD或（和）CAT在细胞质或其他细胞器中酶分解为水和氧气（Bhaduri & Fulekar，2012）。植物中有关抗氧化酶在提高植物耐铜胁迫能力的研究显示，提高抗氧化酶活性，降低氧化胁迫的影响是水杨酸、海藻糖、ABA等物质缓解铜对植物毒害的主要因素（Mostofa et al，2015；丁佳红等，2013；李雪等，2016）。本研究中，SOD、POD和CAT酶活性在铜胁迫24 h开始出现了改变。SOD酶活性在大部分时间点（除72 h外）表现为在低浓度条件下（100 μmol·L^{-1}）显著下降，这说明低浓度胁迫铜可能抑制了SOD酶的活性，并且在此浓度下植物的氧化胁迫较轻，产生的$O_2^{\cdot-}$的量较少，但是随着浓度的升高，铜诱导的氧化胁迫加剧，SOD酶活性出现了出现上升，以清除较多$O_2^{\cdot-}$。这个结果与根系中MDA含量的变化相符合，在低浓度条件下（除了72 h）MDA含量与对照没有显著差异，随着浓度的升高MDA含量显著上升（薛盈文等，2016）。POD酶活性在低浓度条件下显著提高，到200 μmol·L^{-1}活性的继续升高，与此时的SOD活性的变化相一致，POD酶活性的提高有助于清除铜诱导产生H_2O_2，降低ROS对甘蔗生长的影响。高浓度（400 μmol·L^{-1}）的铜对SOD酶和POD酶活性的抑制与其他植物的研究结果类似（葛淑芳等，2014）。CAT酶活性则随铜浓度的增加而持续下降，与小麦根系CAT酶对铜响应类似（赵庆芳等，2017）。这个现象与在这可能归因于CAT酶参与清除铜诱导产生H_2O_2，或者CAT合成途径可能受到铜诱导的氧化胁迫抑制（Cao et al，2017）

铜是植物的必需元素，但过量的铜严重抑制甘蔗生长，导致甘蔗生物量、叶片叶绿素含量下降，铜含量和叶片相对电导率升高，而且随着铜浓度的增加抑制加剧。甘蔗根系的MDA含量24 h开始出现上升，随浓度增加丙二醛含量增加，说明铜胁迫下根系受到氧化胁迫。根系中的抗氧化酶SOD、POD和CAT随胁迫浓度和胁迫时间发生改变，这些酶活性的改变对甘蔗根系抵抗氧化胁迫具有重要意义。

参考文献：

BHADURI AM, FULEKAR MH. 2012. Antioxidant enzyme responses of plants to heavy metal stress [J]. Rev Environ Sci Biotechnol, 11(1):55-69.

CAO Y, MA C, CHEN G, et al. 2017. Physiological and biochemical responses of *Salix integra* Thunb. under copper stress as affected by soil flooding [J]. Eniron Pollut, 225:644-653.

CHEN JX, WAGN XF. 2006. Plant physiology experiment instruction [M]. 2nd ed. Guangzhou: South China University of Technology Press: 81-84. [陈建勋,王晓峰. 植物生理学实验指导[M]. 第二版. 广州：华南理工大学出版社：81-84.]

DING J, XUE Z, YANG C, 2013. Effect of salicylic acid on membrane lipid peroxidation in rice seedlings under copper stress [J]. Heilongjiang Agric Sci, (1):14-18. [丁佳红，薛正莲，杨超英，2013. 水杨酸对铜胁迫下水稻幼苗膜脂过氧化作用的影响[J]. 黑龙江农业科学，（1）：14-18.]

FAMOSO AN, CLARK RT, SHAFF JE, et al. 2010. Development of a novel aluminum tolerance phenotyping platform used for comparisons of cereal aluminum tolerance and investigations into rice aluminum tolerance mechanisms [J]. Plant Physiol, 153(4):1678-1691.

GE S, ZHANG Y, WU Y, et al, 2014. Effect of copper pollution on the growth and physiological characters of tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) [J]. J Zhejiang Norm Univ (Nat Sci.), 37(02):219-224. [葛淑芳，章艺，吴玉环，等，2014. 铜污染对烟草生长及其生理特性的影响[J]. 浙江师范大学学报（自然科学版），37（02）：219-224.]

GUO J, CUI X, ZHANG Y, et al, 2010. Cu uptake by sugarcane and its effects on sugarcane yield and quality [J]. Soils, 42(4):606-610. [郭家文，崔雄维，张跃彬，等，2010. 重金属铜在甘蔗体内的吸收及对甘蔗产量和品质的影响[J]. 土壤，42（4）：606-610.]

HU Z, CHEN Y, WANG G, et al, 2006. Effects of copper stress on growth, chlorophyll fluorescence parameters and antioxidant enzyme activities of *Zea mays* seedlings [J]. Chin Bull Bot, 23(02):129-137. [胡筑兵，陈亚华，王桂萍，等，2006. 铜胁迫对玉米幼苗生长、叶绿素荧光参数和抗氧化酶活性的影响[J]. 植物学通报，23（02）：129-137.]

JIN Y, FU Q, ZHENG J, et al, 2012. Research status on phytoremediation of copper contaminated soil with hyperaccumulator [J]. J Agri Sci Tech, 14(04):93-100. [金勇，付庆灵，郑进，等，2012. 超积累植物修复铜污染土壤的研究现状[J]. 中国农业科技导报，14（04）：93-100.]

LI X, RAO H, YANG C, et al, 2016. Study on physiological mechanism of exogenous abscisic acid alleviating copper stress on wheat seedling [J]. J Tritic Crops, 36(06):759-764. [李雪，饶红红，杨彩玲，等，2016. 外源脱落酸缓解小麦幼苗铜胁迫伤害的生理机制初探[J]. 麦类作物学报，36（06）：759-764.]

LI Z, YUAN L, WANG Q, et al. 2013. Combined action of antioxidant defense system and osmolytes in chilling shock-induced chilling tolerance in *Jatropha curcas* seedlings [J]. Acta Physiol Plant, 35(7):2127-2136.

LIU P, ZHANG Y, WU Y, et al, 2009. Effects of copper stress on nutrient uptake and physiological characteristics of tobacco roots [J]. J Zhejiang Norm Univ (Nat Sci Ed), 32(04):442-447. [刘鹏，张艳英，吴玉环，等，2009. 铜胁迫对烟草养分吸收和根系生理的影响[J]. 浙江师范大学学报（自然科学版），32（04）：442-447.]

LOU L, SHEN Z, LI X. 2004. The copper tolerance mechanisms of *Elsholtzia haichowensis*， a plant from copper-enriched soils [J]. Environ Exp Bot, 51(2):111-120.

MOSTOFA MG, HOSSAIN MA, FUJITA M, et al. 2015. Physiological and biochemical mechanisms associated with trehalose-induced copper-stress tolerance in rice [J]. Sci Rep, 5:11433.

PENG X, SONG M, 2011. Effects of exogenous cysteine on growth, copper accumulation and antioxidative systems in whteat seedlings under Cu stress [J]. Acta Ecol Sin, 31(12):3504-3511. [彭向永，宋敏，2011. 外源半胱氨酸对铜胁迫下小麦幼苗生长、铜积累量及抗氧化系统的影响[J]. 生态学报，31（12）：3504-3511.]
RAVET K, PILON M. 2013. Copper and iron homeostasis in plants: The challenges of oxidative stress [J]. Antioxid Redox Sign, 19(9):919-932.
SERENO ML, ALMEIDA RS, NISHIMURA DS, et al. 2007. Response of sugarcane to increasing concentrations of copper and cadmium and expression of metallothionein genes [J]. J Plant Physiol, 164(11):1499-1515.
TANG ZC. 1999. Modern Plant Physiology Experiment [M]. Beijing: Science Press:302-305. [汤章城，1999. 现代植物生理学实验指南[M]. 北京:：科学出版社：302-305]
WANG S, JIN Z, LI Y, et al, 2015. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi inoculation on the photosynthetic pigment contents，anti-oxidation capacity and membrane lipid peroxidation of *Elsholtzia splendens* leaves under copper stress [J]. Acta Ecol Sin, 35(23):7699-7708. [王穗子，金则新，李月灵，等，2015. 铜胁迫条件下 AMF 对海州香薷光合色素含量、抗氧化能力和膜脂过氧化的影响[J]. 生态学报，35（23）：7699-7708.]
WANG X, HUANG G, XU J, et al, 2014. Effects of copper stresses and intercropping on antioxidant enzyme activities and malondialdehyde contents in maize [J]. J Agro-Environ Sci, 33(10):1890-1896. [王晓维，黄国勤，徐健程，等，2014. 铜胁迫和间作对玉米抗氧化酶活性及丙二醛含量的影响[J]. 农业环境科学学报，33（10）：1890-1896.]
WANG X, XU J, SHUN D, et al, 2016. Effects of biochar on chlorophyll and protective enzyme activity of rape seedlings in red soil under copper stress [J]. J Agro-Environ Sci, 35(4):640-646. [王晓维，徐健程，孙丹平，等，2016. 生物炭对铜胁迫下红壤地油菜苗期叶绿素和保护性酶活性的影响[J]. 农业环境科学学报，35（4）：640-646.]
XUE Y, WANG Y, ZHAO Z, et al, 2016. Effect of copper stress on germination and antioxidant system in wheat seedlings [J]. Acta Agric Univ Jiangxiensis, 38(1):54-59. [薛盈文，王玉凤，赵长江，等，2016. 铜胁迫对小麦种子萌发及幼苗抗氧化系统的影响[J]. 江西农业大学学报，（1）：54-59.]
ZHAO Q, YIN J, GAO X, et al, 2017. Effects of copper or zinc stress on antioxidant system in wheat roots [J]. J Northwest Norm Univ (Nat Sci Ed), 53(04):92-97. [赵庆芳，殷金梅，高晓霞，等，2017. 铜或锌胁迫对小麦根中抗氧化系统的影响[J]. 西北师范大学学报（自然科学版），53（04）：92-97.]
ZHAO X, ZHANG H, LIU W, 2012. Research advances in transport-related proteins of copper in plant [J]. Guihaia, 32(2):280-284. [赵雪芹，张海燕，刘维仲，2012. 植物铜转运相关蛋白研究进展[J]. 广西植物，32（2）：280-284.]